ADANSONIA, ser. 2, **15** (1) : 65-88, 1975.

TAXOGÉNÉTIQUE : ÉTUDE SUR LA SOUS-TRIBU DES *MITRAGYNINÆ (RUBIACEÆ-NAUCLEEÆ)*

par Jean-François LEROY

SUMMARY: According to HAVILAND (1897) the genus *Mitragyna* is composed of two sections. Here is established that one of them is a genus of its own. This new genus, named from Nicolas HALLÉ *Hallea* is represented by three species distributed throughout the rain forest in tropical Africa: *H. stipulosa* (DC.) Leroy, *H. ciliata* (Aubr. & Pell.) Leroy, *H. rubrostipulata* (K. Schum.) Leroy. This genus is of great interest on account of several characters, in particular of its development pattern which is monopodial. In contrast with *Hallea*, the genus *Mitragyna* exhibits a sympodial pattern of development; its only species in Africa, with calyptrated stipules, is not closely related to *Hallea* species. The origin of *Hallea* is to be looked for, not in *Mitragyna*, but in some primitive ancestor from which *Mitragyna* also originated. The two genera, perhaps with *Uncaria*, represent a very natural and singular subtribe of *Naucleæ*.

***

Dans sa monographie toujours classique sur les Naucléées (1897), HAVILAND distinguait deux sections dans le genre *Mitragyna*. Section 1 : six espèces dont cinq indo-malayo-pacifiques et une africaine (*M. inermis* (Willd.) G. Kuntze). Section 2 : deux espèces africaines : *M. macrophylla* Hav., *M. rubrostipulata* (K. Schum.) Hav. (nommée par erreur *M. rubrostipulacea*). Une coupure que nous considérons comme essentielle était ainsi reconnue, fondée sur un ensemble remarquable de caractères :

— Feuilles relativement petites dans l'ensemble; pétales dorsalement glabres; anthères réfléchies; gorge de la corolle pubescente; stigmate oblong, dans la section 1.

— Feuilles grandes; pétales dorsalement pubescents et prolongés par un appendice glabre, cylindrique, caduc; anthères non réfléchies; gorge de la corolle glabre; stigmate court, dans la section 2.

Ces excellentes observations (Pl. 1) qui ouvraient la voie de recherche que nous empruntons aujourd'hui, trois quarts de siècle après HAVILAND, posaient un problème taxonomique. En effet, l'existence de deux espèces, propres à l'Afrique, présentant en commun un complexe caractériel naturel d'au moins quatre-cinq composantes singulières indiquait une *taxogenèse déjà puissante* [1]. HAVILAND, en n'exprimant la dichotomie que par la création

1. Nous proposons le terme de Taxogénétique pour désigner la science traitant de la genèse des taxons (espèces, genres, tribus, etc.) ou taxogenèse : c'est une taxonomie de dynamique phylétique; la taxonomie classique en est un chapitre. Elle couvre en particulier la spéciation. On pourrait dire aussi Taxogénie, comme on dit souvent Ontogénie ou Phylogénie, terme qui a l'avantage de ne prêter à aucune confusion avec la génétique, mais il a deux inconvénients : 1) aucun autre nom de science n'est formé sur le même principe; 2) il n'exprime pas que l'étude des mouvements taxogènes fait finalement partie d'une génétique *sensu latissimo*.

Source : MNHN, Paris

de sections, ne sous-estimait-il pas cette puissance? Les faits semblent patents : le groupe africain à la fois très naturel et bien différencié dans une aire vaste et hétérogène doit remonter à une haute antiquité. D'ailleurs HAVILAND lui-même l'avait noté : « the true africain species *M. macrophylla* and *M. rubrostipulacea* are quite different from the Asian species, and must have been separated from them for a long time ». Hypothèse qu'est venu renforcer la mise au jour du *Mitragyna ciliata* (AUBRÉVILLE & PELLEGRIN, 1936), très belle espèce des milieux marécageux de la forêt équatoriale, confondue par HAVILAND avec une autre espèce, *M. stipulosa* (DC.) G. Kuntze, sous le nom de *M. macrophylla*.

Ayant soupçonné l'existence d'une discontinuité profonde, nous avons procédé à un approfondissement de l'analyse, laquelle nous a fait découvrir plusieurs caractères majeurs et discriminatoires. En conséquence nous proposons de donner à la section 2 de HAVILAND le statut de genre, lequel sera nommé *Hallea* en hommage à Nicolas HALLÉ, auteur de deux beaux ouvrages sur les Rubiacées du Gabon.

HALLEA J.-F. Leroy, *gen. nov.*

Hallea *genus novum* Mitragynæ *Korth. affine a qua foliis majoribus, corolla fauce glabra, petalis extra pubescentibus, in appendices glabras, cylindricas, caducas terminantibus, antheris inclusis, erectis, haud extra reflectis, stigmate submitriformi, breviore, ramis floriferis axillaribus, crescentia monopodiali, stipulis semper liberis v. non nisi base connatis differt.*

Species typica: *Hallea stipulosa* (DC.) Leroy, *comb. nov.*

Le genre *Hallea* comprend trois espèces :

H. stipulosa (DC.) Leroy, *comb. nov.*

— *Nauclea stipulosa* DC., Prodr. 4 : 746 (1870); TYPE : *Leprieur s.n.*, riv. Gambie près d'Albreda, 1829 (P!).
— *Mitragyna stipulosa* (DC.) G. KUNTZE.

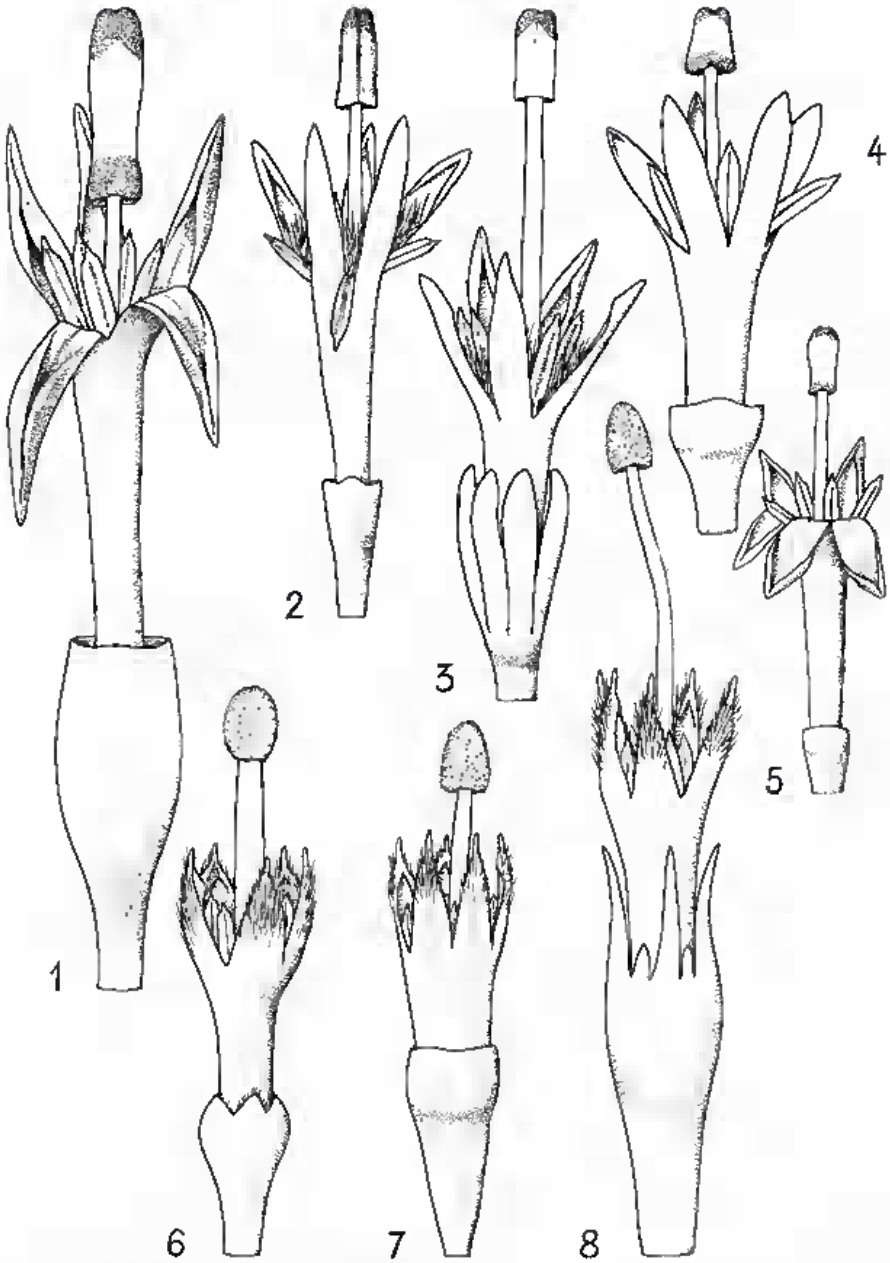
H. ciliata (Aubr. et Pell.) Leroy, *comb. nov.*

— *Mitragyna ciliata* Aubréville et Pellegrin, Bull. Soc. Bot. Fr. 83 : 36 (1936); TYPE : *Aubréville* 877, Côte d'Ivoire (P!).

H. rubrostipulata (K. Schum.) Leroy, *comb. nov.*

Adina rubrostipulata K. SCHUM., Engler Pflanzenw. Öst. - Afr., Theil C : 378 (1895). SYNTYPES : *Volkens 1583*, Landschaft Kiboscho Sinas Boma, Steppe am Ouare; *Stuhlmann 1151, 1566*
— *Mitragyna rubrostipulata* (K. SCHUM.) HAV.

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — Schémas de la fleur : **1, Mitragyna tubulosa** Hav. (*Twaites 1657*); **2, M. inermis** (Willd.) Kuntze (*Chevalier 10312*); **3, M. hirsuta** Hav. (*Bejeaud 1929*); **4, M. speciosa** Korth. (*Holbring 674*); **5, M. parvifolia** Korth. (*Roxburg 161*); **6, Hallea ciliata** (Aubr. & Pellegr.) Leroy (*F. Hallé 161*); **7, H. stipulosa** (DC.) Leroy (*Pobéguin 1505*); **8, H. rubrostipulata** (K. Schum.) Leroy (*Humbert 7760*).

Source : MNHN, Paris

FONDEMENTS DU GENRE *HALLEA*

I

La reconnaissance de deux complexes caractériels par HAVILAND en 1897 justifiait à nos yeux celle de deux genres, le caractère naturel de l'un et l'autre étant renforcé par la ségrégation géographique. Il y a deux types de fleurs bien distincts, et si chacun des caractères de section pris isolément peut paraître faible il n'en est pas moins singulier au même titre que leur ensemble. La valeur taxonomique est donc double.

Mais la faiblesse elle-même du caractère relève d'une appréciation parfaitement subjective :

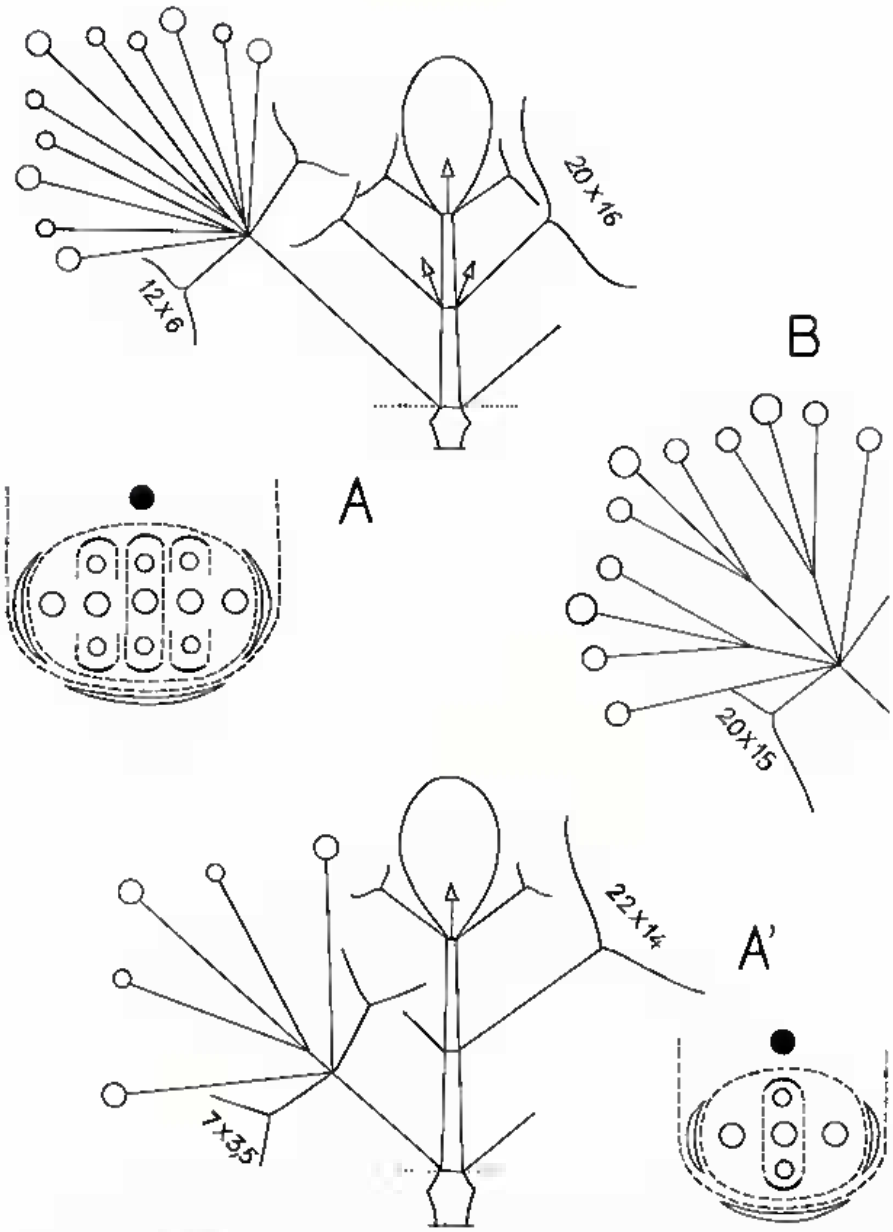
PUBESCENCE DORSALE DES PÉTALES. — Elle représente une véritable coiffe du bouton floral et le rôle de protection dans le capitule double celui des bractéoles; ce rôle, comparable à celui des bractéoles, ou, chez le *Neonauclea* à celui des lobes spécialisés des sépales, se retrouve dans le genre *Uncaria* de la même sous-tribu des Mitragyninées. La partie glabre de la corolle (tube et base des pétales) résulte d'une croissance différentielle touchant la partie du bouton cachée par le calice.

APPENDICE APICAL DES PÉTALES. — Il n'a peut-être aucune fonction mais sa présence chez trois espèces peut laisser supposer au moins une corrélation fonctionnelle importante. A moins que le rôle de protection ne soit direct. Il semble, en effet, que l'appendice soit partie intégrante de l'ensemble apical du pétale à parois épaisses et en capuchon. La protection est bonne aussi chez le *Mitragyna* où un capuchon à parois très épaisses est constitué, mais glabre et sans appendice.

STIGMATE. — La morphologie comparative du stigmate montre que la similarité exprimée par le terme de *mitriforme* n'est qu'apparente. Sans doute HAVILAND attachait-il beaucoup d'importance à la variation stigmatique dont il tirait l'un de ses caractères de niveau générique, mais il n'a pas poussé assez loin encore l'analyse.

Dans la sous-tribu des Mitragyninées, où il ne voit qu'un seul genre il y a deux types de stigmate : chez *Hallea* le stigmate est court, ové-tronqué ou subglobulaire, entièrement papilleux et seulement submitriforme, avec de légères variations dans le contour et dans la taille selon les espèces. Chez *Mitragyna* il est oblong et porte deux aires papilleuses, l'une au sommet, l'autre à la base; il est nettement *mitriforme*, et l'on perçoit à des détails — sommet et base bilobés — qu'il est composé de deux parties. C'est une structure parfaitement caractérisée et singulière, quoique bien diversifiée au niveau spécifique, en rapport avec l'organisation de l'androcée et le mécanisme ixoroïde de fécondation. Si l'unité de type est assez frappante dans l'un et l'autre genre (Pl. 1), il faut noter 1) une diversification stigmatique de niveau spécifique faible chez *Hallea*, forte chez *Mitragyna*; 2) un type de stigmate quelque peu transitionnel, quoique essentiellement mitragynien, chez *M. parvifolia*. Le stigmate halléien a une capacité remarquable de rétention du pollen sur *toute* sa surface.

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **Hallea stipulosa** (DC.) Leroy. — **A**, rameau génératif en pseudo-ombelle de 11 capitules; **A'**, rameau génératif de 5 capitules (même numéro); **B**, même inflorescence qu'en **A** (schéma et diagramme), mais non contractée en pseudo-ombelle; les feuilles-bractées sont ici aussi grandes que les feuilles végétatives en **A**. Les chiffres expriment en centimètres la longueur et la largeur des feuilles; les flèches dans les schémas indiquent le méristème végétatif assurant le développement; les diagrammes expriment les rameaux florifères. La ligne en tirets en **A** et **A'** sépare la jeune pousse de la partie ancienne (**A**, **A'**, *Pobéguin 1505*, **B**, *2527 SRFK*).

Source : MNHN, Paris

Bouton floral. — Il est plus allongé chez le *Mitragyna* que chez les *Hallea* : et cela en rapport avec le sommet très épais des pétales et le caractère oblong du stigmate.

Étamines. — L'agencement et le mécanisme des étamines en relation possible avec la pubescence intérieure de la corolle forment un système assez complexe chez le *M. inermis* et les espèces voisines. La gorge de la corolle y est très pubescente, les anthères ont un court filet, les pétales sont longs, très épais au sommet, et de consistance moins ferme dans leur moitié inférieure. Chez *Hallea* les pétales sont épais, et s'ouvrent peu. Tout cela serait à observer de près sur le vivant.

Mais quel que soit le rôle biologique de ces caractères, le taxonomiste fait le constat pur et simple de deux blocs de corrélations dont la représentation plurispécifique montre la constance et l'ancienneté héréditaires.

L'existence de *deux* genres à *préfloraison valvaire* indique le niveau élevé de ce caractère : non pas niveau de genre, mais de sous-tribu. et, si l'on tient compte d'autres caractères, sous-tribu fort singulière. En maintenant ses « Mitragynées » monotypiques, Haviland n'a pas su échapper à la tyrannie du caractère fort de la préfloraison valvaire, et il en a finalement réduit l'amplitude.

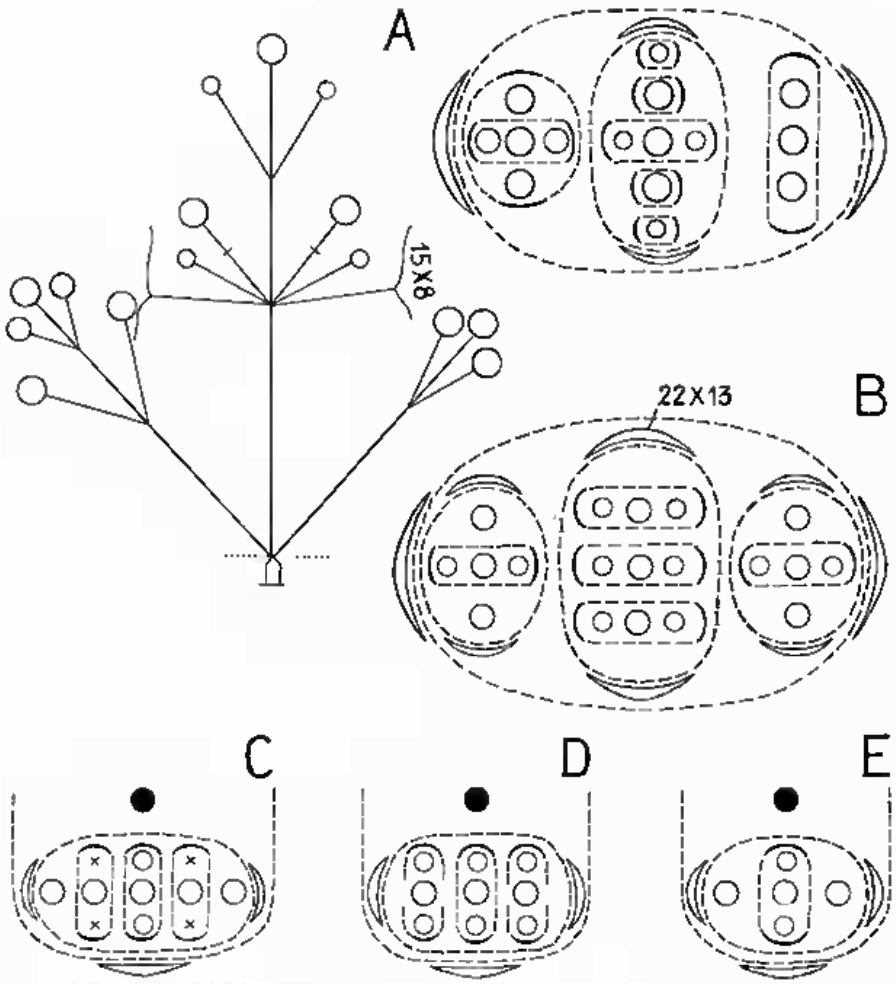
II

L'existence de trois espèces dans le genre *Hallea* donne la mesure de la taxogenèse. La seule espèce africaine du genre *Mitragyna sensu stricto*, *M. inermis*, est un petit arbre à feuilles réduites des zones soudaniennes de l'Afrique tropicale depuis le Tchad jusqu'à la Mauritanie et le Sénégal; il ne pénètre guère dans la forêt dense humide.

Bien différenciées, les quatre espèces des deux genres (Pl. 1 à 5) occupent des aires souvent parfaitement distinctes, et s'insèrent dans des écosystèmes différents. Voici quelques données écogéographiques sur ces espèces : toutes peuplent les endroits humides, les marécages, les vallées inondables.

Les *Hallea stipulosa* et *ciliata* sont de grands arbres à fût droit pouvant atteindre 35 m; on les appelle *Abura* (nom du Nigeria), *Bahia* en Côte d'Ivoire, et le bois en est commercialisé. Très souvent, ils forment des peuplements presque purs. Le *H. stipulosa* est établi dans les galeries forestières de la zone guinéenne au Sud (Angola, Congo) et au Nord de l'Équateur, parfois en mélange en limite d'aire (Man, Côte-d'Ivoire) avec le *H. ciliata*. Cette dernière espèce appartient, selon Aubréville, à la forêt dense équatoriale : Liberia, Côte-d'Ivoire, Cameroun, Gabon, Mayombé. « Le bois du *Mitragyna stipulosa* est à grain plus fin et d'une densité plus grande que celui de l'autre espèce », écrit Aubréville. Et il ajoute que ces arbres « sont intéressants au point de vue forestier car ce sont des espèces grégaires à grand pouvoir envahissant ». D'après White (1962), le *M. stipulosa*, avec ses racines en pneumatophores, est le plus grand arbre des forêts marécageuses à *Syzygium owariense*, *S. cordatum*, *Xylopia æthiopica*

Source : MNHN, Paris



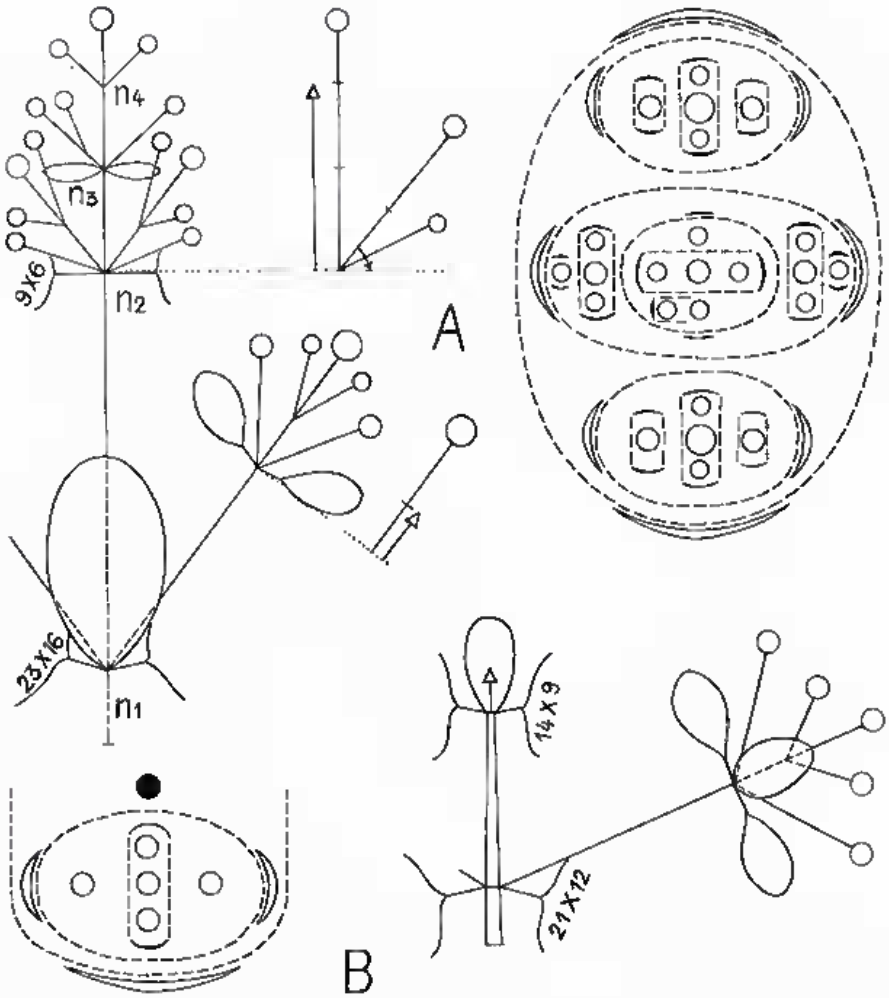
Pl. 3. — **Hallea stipulosa** (DC.) Leroy. — **A**, schéma et diagramme d'un rameau génératif de 15 capitules; constitué au cours de deux périodes d'activité, celui-ci présente des cicatrices foliaires précédant la paire de feuilles habituelle; l'inflorescence ne serait qu'apparemment terminale (*Le Testu 3759*); **B**, idem (*Letouzey 184*); **C, D, E**, diagrammes de rameaux génératifs axillaires (*Chevalier 22050, Le Testu 2508, Chevalier 12430*).

en Rhodésie. Nous avons nous-même été impressionné par la taille de ces Rubiacées dans les forêts marécageuses de Côte-d'Ivoire.

Le *H. rubrostipulata*, espèce prise par K. SCHUMAN (1895) pour un *Adina*, est un petit arbre qui se rencontre en altitude jusqu'à 2 200 m en Afrique orientale (lac Albert, Kivu, Ruanda, Burundi, Ruwenzori, Tanganyika). C'est une espèce très nettement caractérisée, notamment par le calice à cinq grands lobes, sublobés aux sinus, les stipules souvent incomplètement soudées en position extrapétiolaire.

Apparemment, et sans doute réellement, il n'y a *aucun* rapport direct de parenté entre le *Mitragyna inermis* et le *Hallea* : hypothèse que renforcent l'isolement géographique et la différenciation écologique.

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — **Hallea ciliata** (Aubr. & Pellegr.) Leroy. — Schémas et diagrammes de rameaux génératifs. En **A**, le rameau est à 24 capitules; la position relative sur l'arbre en est ignorée, les feuilles-bractées du nœud n1 sont très grandes. Nous inclinons à le considérer cependan comme un rameau axillaire. En **B**, le rameau à 4 capitules est nettement axillaire. En **A.**, le sens acropète de différenciation du rameau génératif a été indiqué et aussi la différenciation centrifuge des bourgeons sériaux de l'aisselle (**A**, *F. Hallé 161*; **B**,*F. Hallé 110*).

III. DEUX MODES DE DÉVELOPPEMENT; DEUX ORIENTATIONS D'ÉVOLUTION

Les auteurs qui nous ont précédé ont utilisé les caractères de l'inflorescence, mais aucun n'ayant réussi à en saisir la nature, n'a pu en donner une définition, ni par conséquent l'établir comme caractère taxonomique. Pratiquement l'analyse de l'inflorescence est ici assez décourageante et la notion classique que nous en avons se dérobe sans cesse, à l'effort d'analyse. Devant la difficulté, on se réfugie dans l'ambiguïté : l'inflorescence est dite « terminale ou axillaire », ce qui n'a franchement aucune significa-

Source : MNHN, Paris

tion. Nous avons cependant noté chez WHITE (1962) la saisie du caractère (« Infl. large, *axillary*, of 3-5 cymosely arranged fl.-heads »), mais dépourvue de tout essai d'appréciation et d'exploitation taxonomiques générales.

Voici nos observations personnelles :

A. — *Mitragyna*

Chez le *M. inermis:* 1) l'inflorescence termine une unité de développement, laquelle est composée d'une seule paire de feuilles-bractées et d'un seul capitule terminal; la paire de feuilles-bractées conserve généralement ses potentialités végétatives axillaires. Bref l'*inflorescence est typiquement terminale et solitaire*. Voir à cet égard, comme matériel de référence, le spécimen *Chevalier 2100* (P) où les aisselles bractéales ont donné naissance à des rameaux végétatifs monopodiaux à plusieurs nœuds (Pl. 6).

2) Il y a bien entendu chez cette essence des rameaux végétatifs monopodiaux, mais quand la floraison intervient, le capitule se forme en position terminale et bloque définitivement le monopode. Il sera fort intéressant d'étudier l'architecture de l'arbre et d'en reconnaître les axes monopodiaux indéfinis. Chez le *M. inermis* ce qui peut paraître constituer un rameau florifère axillaire, généralement constitué d'un long pédoncule 2-articulé, avec une paire de feuilles-bractées, est en fait un ensemble composite : domaine végétatif à la base, jusqu'aux feuilles comprises, domaine génératif ensuite (capitule et pédoncule supérieur) (Pl. 6).

3) Les stipules, à chaque paire de feuilles, y sont soudées entre elles en positions *intra-* et *extra*-pétiolaires, constituant un sac clos, une *calyptre*, laquelle renferme donc soit le bourgeon végétatif, soit le bourgeon inflorescentiel. Ce caractère de grand intérêt n'a jamais été signalé dans aucune espèce du genre *Mitragyna sensu lato*. On le retrouve partiellement réalisé ou parfois complètement chez les autres espèces indo-malayo-pacifiques.

4) Parfois la plante obéissant à un certain rytbme produit une inflorescence élémentaire (un capitule), puis dans l'aisselle de chaque feuille-bractée une nouvelle inflorescence élémentaire (*M. inermis, Heudelot 456*, Sénégambie). Le processus peut se poursuivre, avec une atténuation progressive des facultés végétatives : on obtient un grand ensemble de ramifications à capitules terminaux et à aisselles sexualisées. Ce grand ensemble est terminal et homologable à une inflorescence composée, cas rencontré chez la plupart des espèces.

En résumé : dans le genre *Mitragyna* le développement *sympodial* est mis en œuvre; *l'inflorescence est toujours terminale, solitaire* ou *composée*; les stipules foliaires et bractéales sont en *calyptre complète ou partielle*.

B. — *Hallea*

1) L'examen du type (*Leprieur*, Sénégambie) confirmé par celui de toute la collection déposée au Muséum conduit à statuer : le *H. stipulosa* est une *espèce à inflorescences axillaires* et à développement monopodial. Les rameaux florifères axillaires tels qu'on les voit dans le type n'ont plus aucune potentialité végétative. Les feuilles-bractées, parfois très

Source : MNHN, Paris

grandes (jusqu'à 20-25 cm de long) [1] (Pl. 2) sont annexées au domaine reproducteur. Là aussi, tout le rameau est homologable à une inflorescence, ce rameau pouvant résulter de l'activité d'une ou de deux périodes de développement (Pl. 2 et 3). Nous avons des raisons de penser que le rameau florifère hétérochrone (deux périodes d'activité) est encore un rameau axillaire : *a*) les aisselles terminales de la première période sont de nature générative (Pl. 2, A). — *b*) la collection de Paris ne livre aucun cas de développement sympodial. — *c*) il est peu vraisemblable que les deux mécanismes soient en jeu dans l'espèce, car nous n'avons observé aucun cas intermédiaire. Souvent les rameaux florifères portent 5 à 9 capitules : axe central à 3 capitules, 2 axes latéraux à 1 capitule (Pl. 2, A'; Pl. 3, E); 3 axes à 3 capitules (Pl. 3, D); 5 axes à 1-3 capitules (Pl. 3, C), etc. Souvent aussi le rameau est à 11 capitules (Pl. 2, A, B). Parfois le nombre de capitules atteint 15 (Pl. 3, A) le maximum noté dans la collection de Paris étant 19 (Pl. 3, B). (3-10 capitules, rarement plus, d'après N. HALLÉ.)

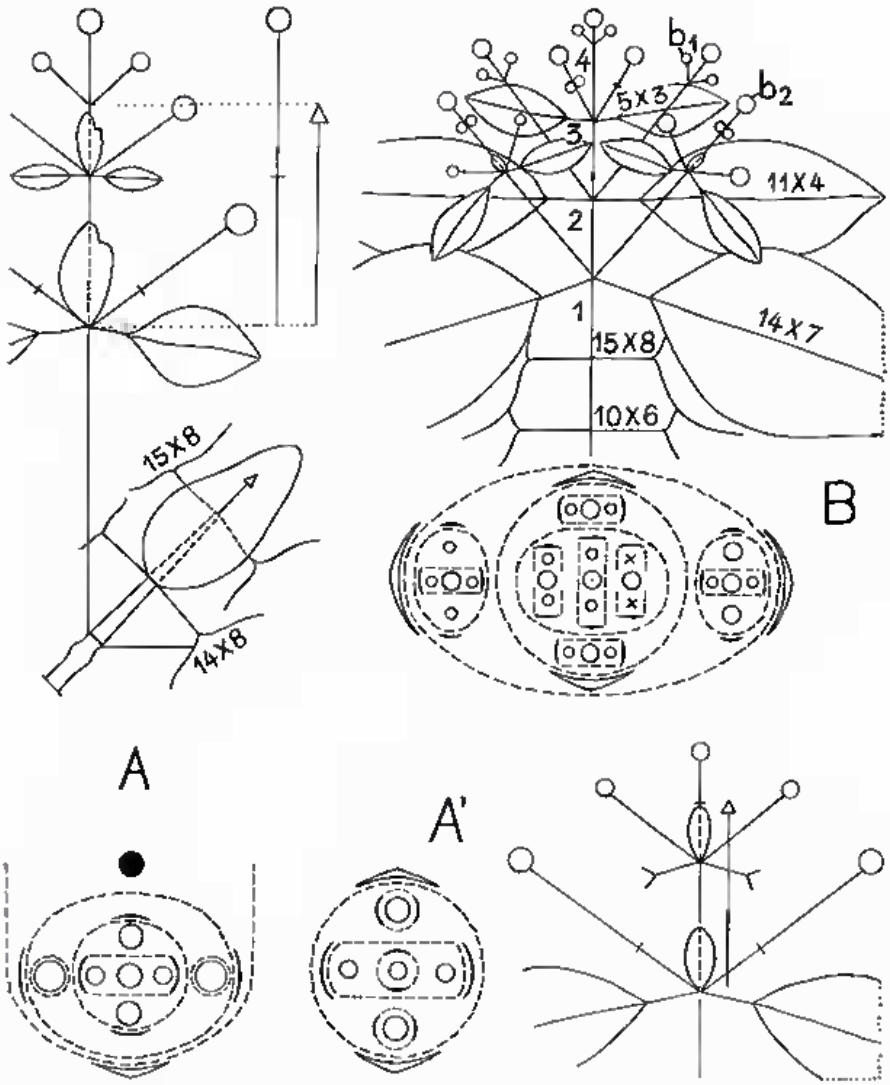
Chez le *H. ciliata* le rameau florifère peut être géant et comporter des ramifications de 30-40 capitules. Nous n'y avons pas noté un seul cas de développement sympodial, mais le matériel de collection se prête mal à ce genre d'analyse. L'exemplaire *F. Hallé 110* (Pl. 4, B) d'Adiopodoumé, en particulier est un cas typique de développement monopodial associé à la floraison axillaire. Il y a dans la Flore Forestière de la Côte-d'Ivoire d'AUBRÉVILLE une excellente illustration de ce mode de développement (*Pl. 345*, 1959). De même, en ce qui concerne le *H. rubrostipulata*, le spécimen *Alluaud 207*, Kiboscho (Pl. 5, A) est un bel exemple d'inflorescences axillaires 4-articulées sur un rameau monopodial indéfini. N. HALLÉ a tranché : « inflorescences terminales ou axillaires » chez *Mitragyna stipulosa*, « inflorescences terminales composées » chez *M. ciliata*. L'erreur que nous relevons ici viendrait du fait que l'existence même du rameau florifère en tant que tel n'a pas été décelée. Pour les raisons déjà invoquées, nous pensons que même des rameaux dont l'échantillon d'herbier ne révèle pas la position sur l'arbre, sont des rameaux florifères axillaires (Pl. 4, A).

L'inflorescence des *Hallea* n'est *peut-être* jamais terminale, le capitule jamais solitaire. Le rameau axillaire y est entièrement sexualisé, et condensé. Souvent le phénomène de condensation aboutit à la formation de pseudo-ombelles de capitules (Pl. 2, A). Le mécanisme de développement semble fondamentalement monopodial. En assimilant dans un certain sens les capitules à des fleurs — ils ont une unité comparable à celle de la fleur — on peut dire que l'inflorescence des *Hallea* est un ensemble cymeux, axillaire (Pl. 2, 4, 5). L'étude de l'architecture de l'arbre et de la position des axes monopodiaux indéfinis sera d'un grand intérêt.

Nous avons pu procéder à l'étude un peu poussée du rameau génératif

1. PETIT (1958) a noté l'existence de deux types de feuilles chez son *Mitragyna stipulosa :* « celles qui accompagnent les branches floriferes ou fructifères, ovales ou subarrondies, et à nervure principale bifurquée, et celles des branches stériles... ». Il y a peut-être, en effet, deux types de feuilles, mais ils restent à définir. Sur le terrain les feuilles des rameaux florifères peuvent être très grandes, mais elles restent toujours, sur une même branche, en deçà de la taille des feuilles des parties végétatives (lesquelles atteignant parfois 30-40 cm et plus).

Source : MNHN, Paris



Pl. 5. — **Hallea rubrostipulata** (K. Schum.) Leroy. — Schémas et diagrammes de rameaux génératifs. A, le rameau à 7 capitules, est typiquement axillaire (noter l'échancrure sommitale des stipules, signifiant une soudure seulement partielle en position extrapétiolaire). La différenciation est nettement acropète; de même en A', rameau à 5 capitules, du même numéro. En A', cependant, le capitule terminal du rameau a1 n'est qu'au stade bouton floral : anomalie qui pourrait provenir de la présence d'un nœud surnuméraire stérile avant la formation de capitule terminal. En B, la différenciation est simultanée chaque rameau latéral est comme une inflorescence indépendante (A, *Alluaud 207*; B, *Smeyers 56*).

chez le *Hallea ciliata* (*F. Hallé 161*, Adiopodoumé). La différenciation y est acropète (Pl. 4, A, A'), mais le phénomène n'est pas sommairement généralisable. On le retrouve chez le *H. rubrostipulata* (fig. 5, A), mais nous avons noté des cas différents. Parfois (Pl. 5, A'), l'axe principal se termine par un capitule au stade bouton floral, alors que le capitule de la dernière aisselle foliaire est également au stade bouton floral. On peut

Source : MNHN, Paris

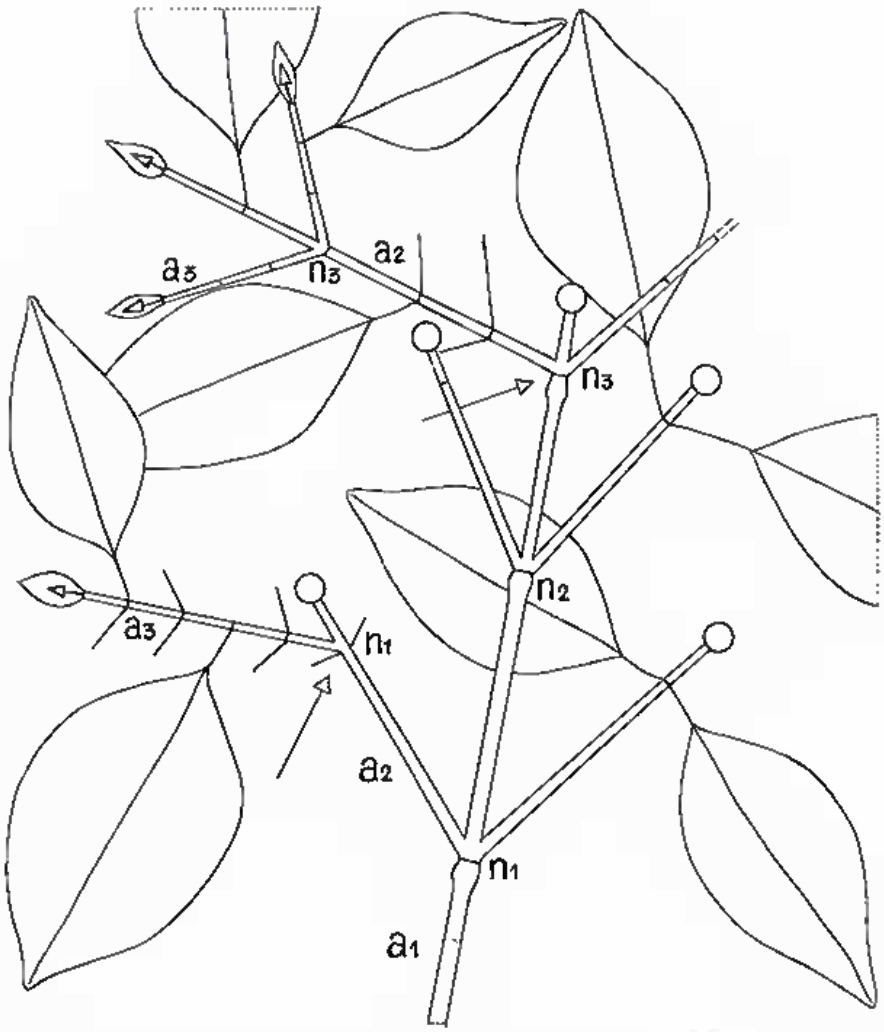


Fig. 6. — **Mitragyna inermis** (Willd.) Kuntze. — Schéma montrant le mécanisme sympodial intervenant ici en deux points indiqués par des flèches. Le monopole principal (a_1) constituée de quatre articles et de trois nœuds (n_1, n_2, n_3) s'est tout d'abord ramifié aux nœuds n_1 et n_2; il a ainsi donné naissance à 4 monopodes latéraux portant chacun une paire de feuilles. Puis la floraison est survenue qui a bloqué les cinq méristèmes; les nœuds n_3 (sur a_1) et n_1 (sur a_2) ont alors émis des rameaux assurant la relève du développement végétatif. Ici la partie inflorescentielle se réduit aux seuls capitules avec chacun son article terminal, mais dans d'autres cas chez la même espèce le mécanisme sympodial intervient non pas au nœud subterminal, mais à l'antépénultième, ou plus loin à un nœud plus ancien encore; dans ce cas la partie inflorescentielle est plus importante (*Chevalier 2100*).

supposer que la formation d'un nœud surnuméraire avant celle du capitule terminal de l'axe principal est à l'origine du retard marquant le développement du capitule. Parfois (fig. 5, B), la différenciation acropète n'est pas décelable sur tout l'axe principal : le rameau, s'il est vraiment assimilable à une inflorescence, est comme décomposé en une pluralité d'inflorescences : trois niveaux indépendants (nœuds 1, 2, 3). Le rameau a d'ailleurs un caractère végétatif marqué.

Source : MNHN, Paris

Pl. 7. — **Hallea ciliata** (Aubr. & Pell.) Leroy : *en haut*, rameau florifère avec une paire de grandes feuilles-bractées; *en bas*, détails d'un dichasium terminal : le capitule terminal est constitué de fleurs à l'anthèse; remarquer les stigmates ovés, les lobes de la corolle fermés; les deux capitules latéraux portent des boutons floraux dont seul le sommet saille (ce sommet est protégé par une couche pileuse, entre les boutons floraux un pseudo-tissu dense de bractéoles). Cl. N. Hallé (Adiopodoumé, 1960).

Source : MNHN, Paris

2) Les stipules foliaires et bractéales sont de grandes lames foliacées libres entre elles, sauf à la base, et non pas soudées en calyptres.

IV. RÉDUCTION DU GENRE *PARADINA* PITARD AU GENRE *MITRAGYNA*

PITARD, par référence aux matériaux et aux analyses de PIERRE, et sans contrôle suffisant d'aprés les collections a créé en 1922 le genre *Paradina*. La Flore d'Indochine (1922) fait état du *P. hirsuta:* plante á placentas érigés et á calice 5-lobé. On est fort surpris d'après la description qu'appuie un dessin (fig. 4, p. 41) de voir une Naucléée aussi aberrante par ses placentas alors que les pétales sont valvaires, le stigmate mitriforme, les anthéres réfléchies. En fait le *P. hirsuta* a les placentas du *Mitragyna;* c'est le *M. hirsuta* Hav. (fig. 1), espéce remarquable par son calice profondément 5-lobé (variation parallèle à celle du *Hallea rubrostipulata*).

V. ANATOMIE TAXONOMIQUE

XYLOTOMIE. — Caractères généraux des quatre espéces (*Mitragyna* et *Hallea*) (Pl. 8 et 9).

Vaisseaux isolés ou accolés radialement ou en groupes par 2-6 ou plus, nombreux, petits ou moyens. Éléments de vaisseaux de dimension moyenne : 300-600 μ, à perforations uniques, á ponctuations intervasculaires aréolées, en files obliques, petites à trés petites, semblables aux ponctuations vaisseau-rayon. Parenchyme dispersé en cellules isolées ou en chaînettes courtes. Rayons nombreux, courts de 350-900 μ et fins de 30-50 μ; 1-sériés et 2-3-4-sériés, acrohétérogénes, avec une partie centrale à cellules couchées, ± réguliéres, à section arrondie à elliptique en coupe transversale, de hauteur variable et des prolongements 1-sériés de cellules dressées ou carrées. Fibres à ponctuations aréolées, en files, larges de 15-22 μ.

Mitragyna inermis (Willd.) Kuntze [1] (Pl. 8).

Causdale 167, Ghana.

Vaisseaux : isolés ou accolés en files radiales par 2-3; très nombreux : 43 par mm²; de petite taille : 65-70 μ de diamétre tangentiel moyen, à section elliptique, allongé radialement, à contour régulier. Ponctuations intervasculaires : très petites : 4-5 μ.

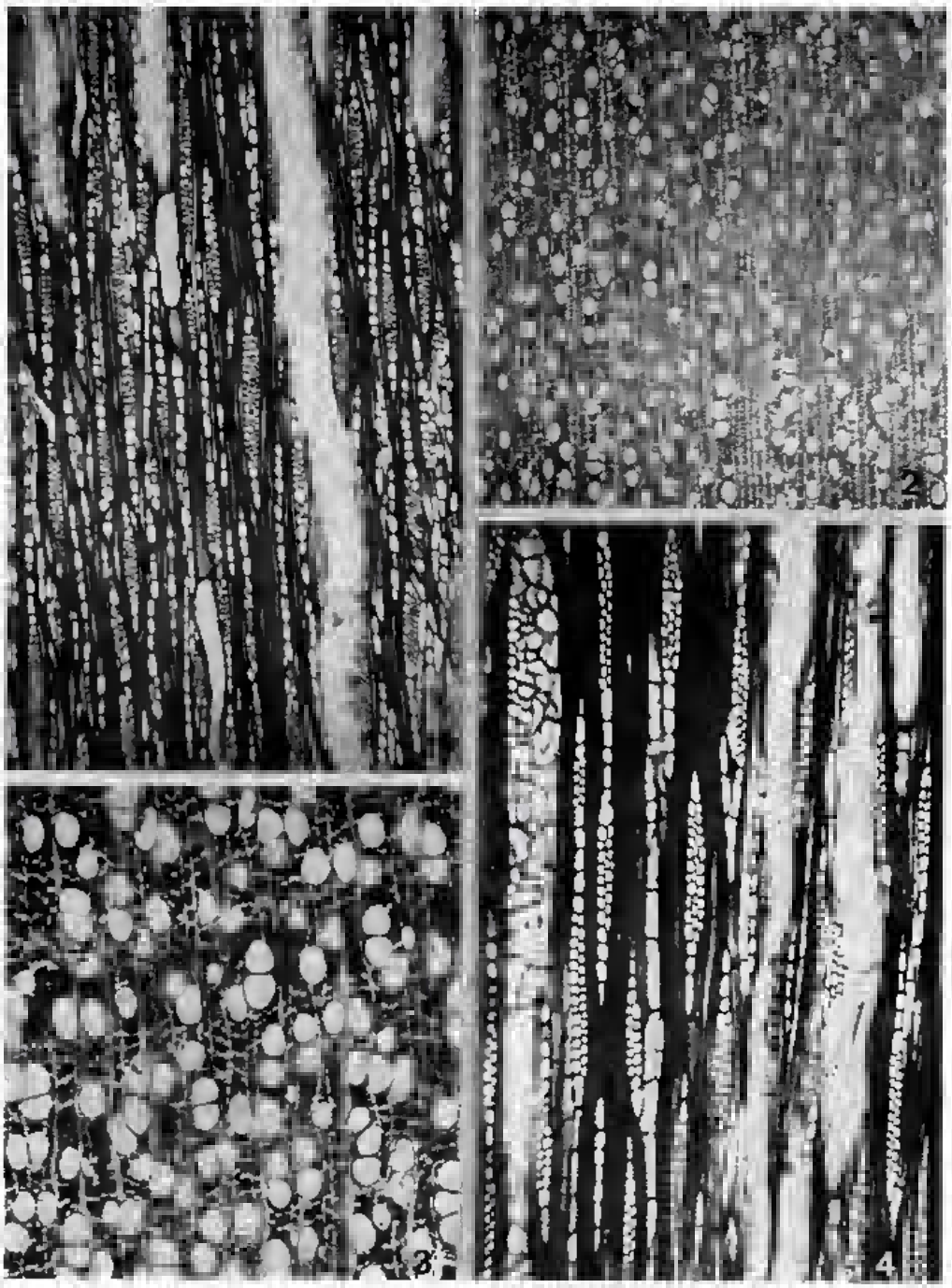
Parenchyme : moyennement abondant, dispersé, ou en ébauche de chaînettes 1-sériées. Ponctuations en tamis trés petites : inférieures á 1 *.

Rayons : trés nombreux : 20 par mm; 1-sériés et (2)-3-4-sériés.

Fibres : à double paroi de 5-6 μ d'épaisseur.

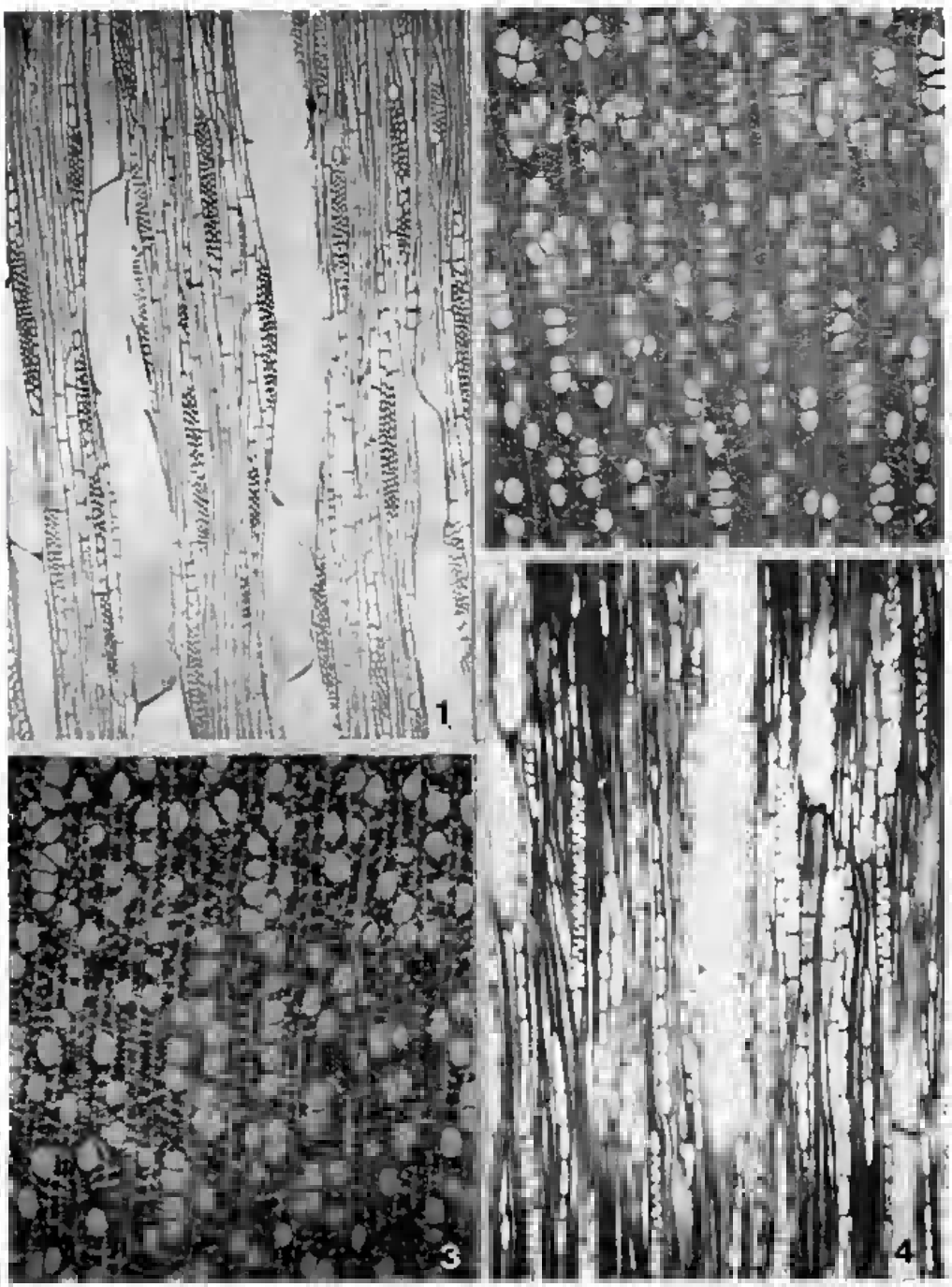
1. Voici les caractères du *M. parvifolia* Korth. (d'après MOLL & JANSSONIUS, 1920) : vaisseaux isolés; 2 types de rayons : 1-sériés, à cellules dressées d'une part; 2-8-sériés, hétérogènes d'autre part.

Source : MNHN, Paris



Pl. 8. — 1, 2, **Mitragyna inermis** (Willd.) Kuntze (*Causdale 167*); 3, 4, **Hallea ciliata** (Aubr. & Pell.) Leroy (*CTFT 16423*, Gabon) : sections transversales × 25, tangentielles × 65.

Source : MNHN, Paris



Pl. 9. — **1, 2, Hallea stipulosa** (DC.) Leroy (*CTFT 6621*, Guinée française); **3, 4, Hallea rubrostipulata** (K. Schum.) Leroy (*CTFT 20700*, Burundi) : sections transversales × 25, sections tangentielles × 55.

Source : MNHN, Paris

Hallea ciliata (Aubr. & Pell.) Leroy (Pl. 8).

CTFT 16423, Gabon.

Vaisseaux : isolés ou accolés en files radiales ou en groupes par 2-6; nombreux : 26 par mm², moyens de 125 μ de diamètre tangentiel moyen, à section arrondie ou elliptique, à contour sinueux. Ponctuations intervasculaires petites : 5-6 μ.

Parenchyme : dispersé et en chaînettes très courtes. Ponctuations en tamis : 1-4 μ.

Rayons : nombreux : 10 par mm; 1-sériés et 2-3-sériés.

Fibres : à double paroi de 9-12 μ d'épaisseur.

Hallea stipulosa (DC.) Leroy (Pl. 9).

CTFT 6621, Guinée française.

Vaisseaux : isolés ou accolés en files radiales ou en groupes par 2-6-(8); nombreux : 33 par mm², moyens de 90 μ de diamètre tangentiel moyen, à section elliptique, allongé radialement, à contour régulier. Ponctuations intervasculaires petites : 5-7 μ.

Parenchyme : dispersé et en chaînettes 1-sériées très courtes. Ponctuations en tamis : 1-3 μ.

Rayons : nombreux : 10 par mm; 1-sériés et (2)-3-4-sériés.

Fibres : à double paroi de 7 μ d'épaisseur.

Hallea rubrostipulata (K. Schum.) Leroy (Pl. 9).

CTFT 20700, Burundi.

Vaisseaux : isolés ou en files radiales par 2-4, mais surtout en groupes par 2-4-(6); nombreux : 30 par mm², moyens de 90 μ de diamètre tangentiel moyen; à section arrondi à elliptique, à contour anguleux et irrégulier. Ponctuations intervasculaires petites : 6-10 μ.

Parenchyme : dispersé et en chaînettes 1-sériées très courtes. Ponctuations en tamis : 1-3 μ.

Rayons : nombreux : 10 par mm; 1-sériés et 2-(3)-sériés.

Fibres : à double paroi de 7 μ d'épaisseur.

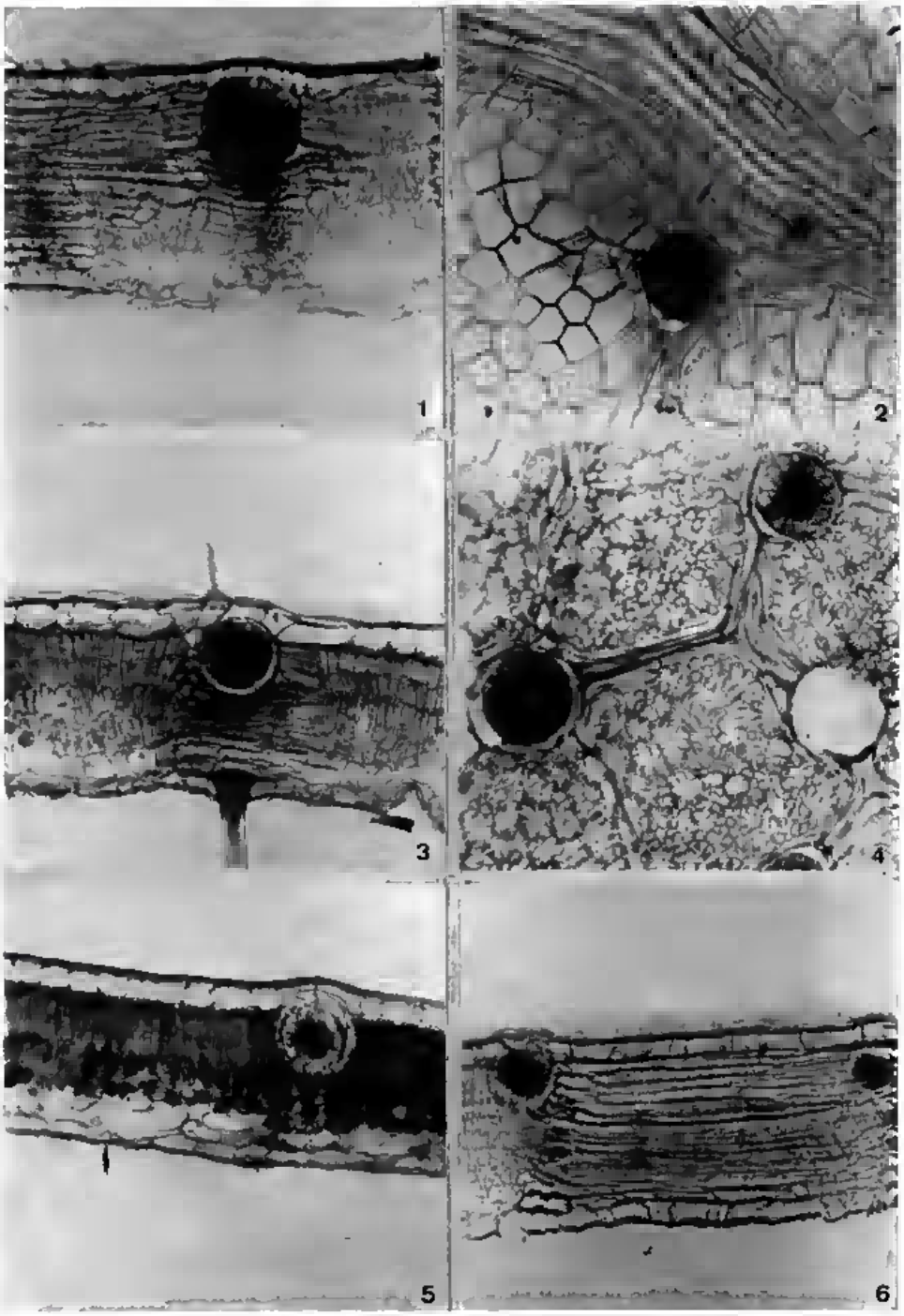
Le *Mitragyna* se distingue du *Hallea* par les caractères suivants : pores surtout isolés, plus nombreux, plus petits, ponctuations intervasculaires plus petites, rayons plus nombreux, fibres plus fines.

Le bois de deux espèces seulement de *Mitragyna* étant connu, on ne peut tirer aucune conclusion définitive de la xylotomie.

Anatomie foliaire. — Il n'en est pas de même quant à l'anatomie des limbes foliaires, laquelle nous a livré un caractère paraissant très important (Pl. 10, 11).

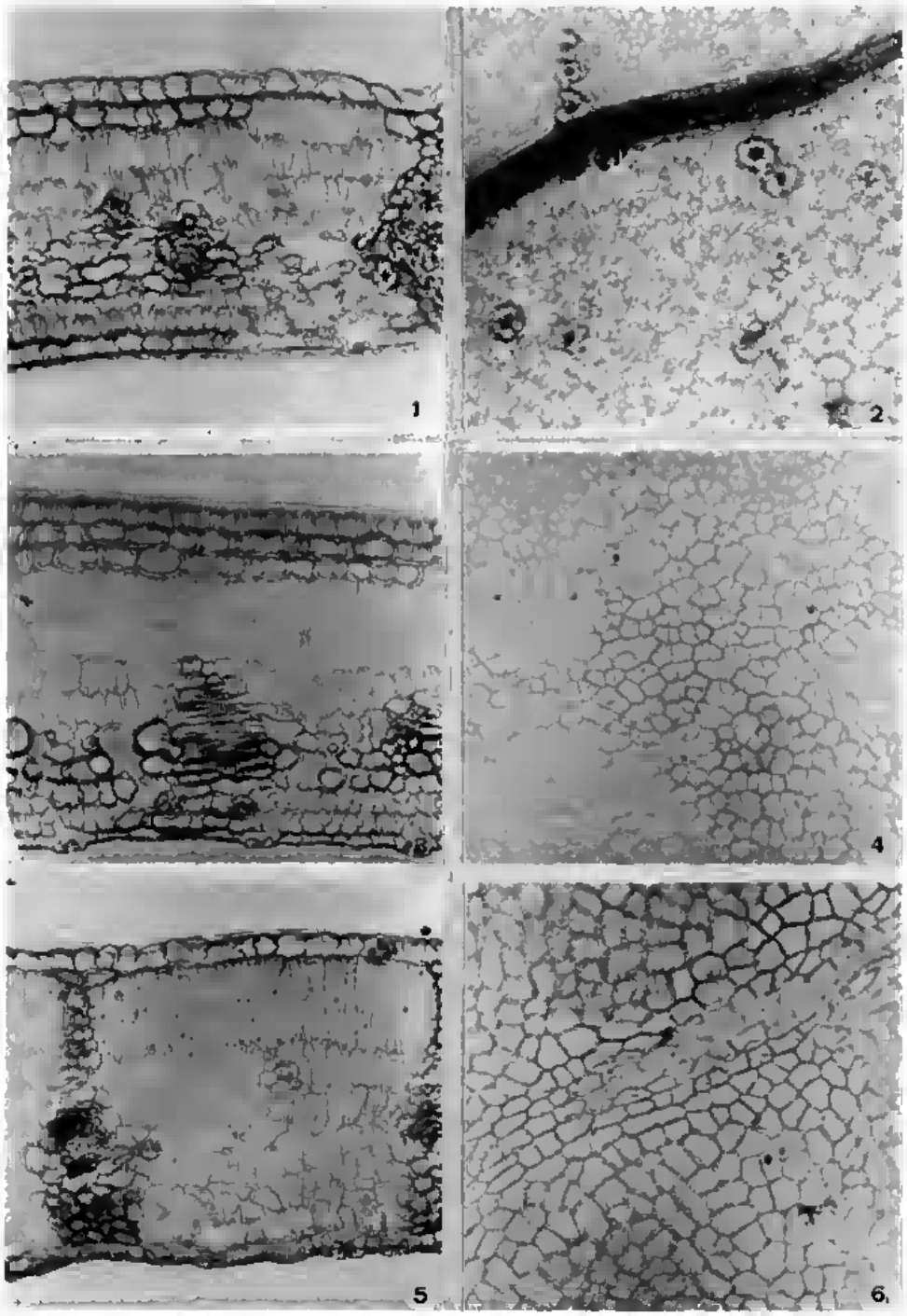
Ce qui frappe entre le *Hallea* et le *Mitragyna*, c'est l'existence chez celui-ci d'énormes cristaux (mâcles d'oxalate de calcium?) chez toutes les espèces observées (*M. inermis, tubulosa, speciosa, diversifolia, hirsuta*) et

Source : MNHN, Paris



Pl. 10. — **Mitragyna** Korth. : sections et surfaces supérieures du limbe : **1-2, M. inermis** (Willd.) Kuntze (*Chevalier 2100*); **3-4, M. hirsuta** Hav. *(Talmy 1868 ; Thorel 1866-68)* ; **5,** *Hav.* (*Twaites 1656*); **6, M. diversifolia** (DC.) Leroy (*Barthes 1857*). Les gros cristaux occupent chacun une cellule du parenchyme sous-épidermique. Il n'y a pas d'hypoderme. Le limbe est relativement mince. (Gr. × 175.)

Source : MNHN, Paris



Pl. 11. — **Hallea** Leroy : sections et surfaces supérieures du limbe : **1-2, H. stipulosa** (DC.) Leroy (*Joshi 184*); **3-4, H. ciliata** (Aubr. et Pellegr.) Leroy (*Zenker 1619*); **5-6, H. rubrostipulata** (K. Schum.) Leroy (*Humbert 7760*). Pas de gros cristaux. Présence d'un hypoderme continu chez le *Hallea ciliata*, discontinu chez le *H. stipulosa*. Chez cette dernière espèce la taille des cristaux se rapproche de celle des cristaux du *Mitragyna tubulosa*. (Gr. × 175.)

Source : MNHN, Paris

leur absence absolue chez les trois espèces du *Hallea*. Les mâcles se présentent comme des sphéroïdes occupant une cellule de parenchyme à paroi parfaitement circulaire en section, au sommet des faisceaux, ou en rapport avec eux, immédiaement sous l'épiderme supérieur. Ces cristaux géants sont d'un diamètre égal à la hauteur du tissu palissadique — ce qui équivaut à la largeur de 5 cellules de l'épiderme supérieur.

Il y a chez le *Hallea* des cristaux, parfois de bonne taille, mais en rien comparables à ceux observés chez le *Mitragyna*. Ce caractère histologique est certainement l'expression de deux physiologies bien différentes.

VI. PALYNOLOGIE

Une étude palynologique partielle et sommaire a été faite [1] : elle n'est nullement en désaccord avec les données obtenues d'autre part. Comme on le voit d'après les figures (Pl. 12), les pollens de *Mitragyna inermis* et de *Hallea ciliata* sont assez différents, notamment par l'aspect de la surface ectexinale et par la structure et l'épaisseur de l'ectexine (coupe optique méridienne)

Lorsque la taxonomie du genre *Mitragyna* aura été mise au point, l'étude palynologique des deux genres dans leur ensemble sera reprise et approfondie dans le cadre de la taxonomie générale.

Voici la description provisoire du pollen chez une espèce dans chacun des deux genres :

Mitragyna inermis (Willd.) G. Kuntze.

Symétrie et forme : pollens isopolaires, 3-colporés, bréviaxes, subelliptiques en vue méridienne, circulaires en vue polaire, subtriangulaires en coupe optique équatoriale.

Dimensions : $p = 14{,}8\ \mu$ (14-15); $E = 16{,}5\ \mu$ (16-18); $P/E = 0{,}89$.

Apertures :

— ectoaperture : sillon large subobtus et s'amincissant aux extrémités, de $12 \times 2\text{-}2{,}5\ \mu$;

— endoaperture : subarrondie, de $2\ \mu$ de diamètre.

Exine :

— ectexine : épaisseur sensiblement constante, d'environ $1\ \mu$;

— endexine : d'environ $1\ \mu$, s'épaississant, avant de s'interrompre, au niveau des apertures, de $1{,}5\ \mu$, vers l'extérieur et vers l'intérieur.

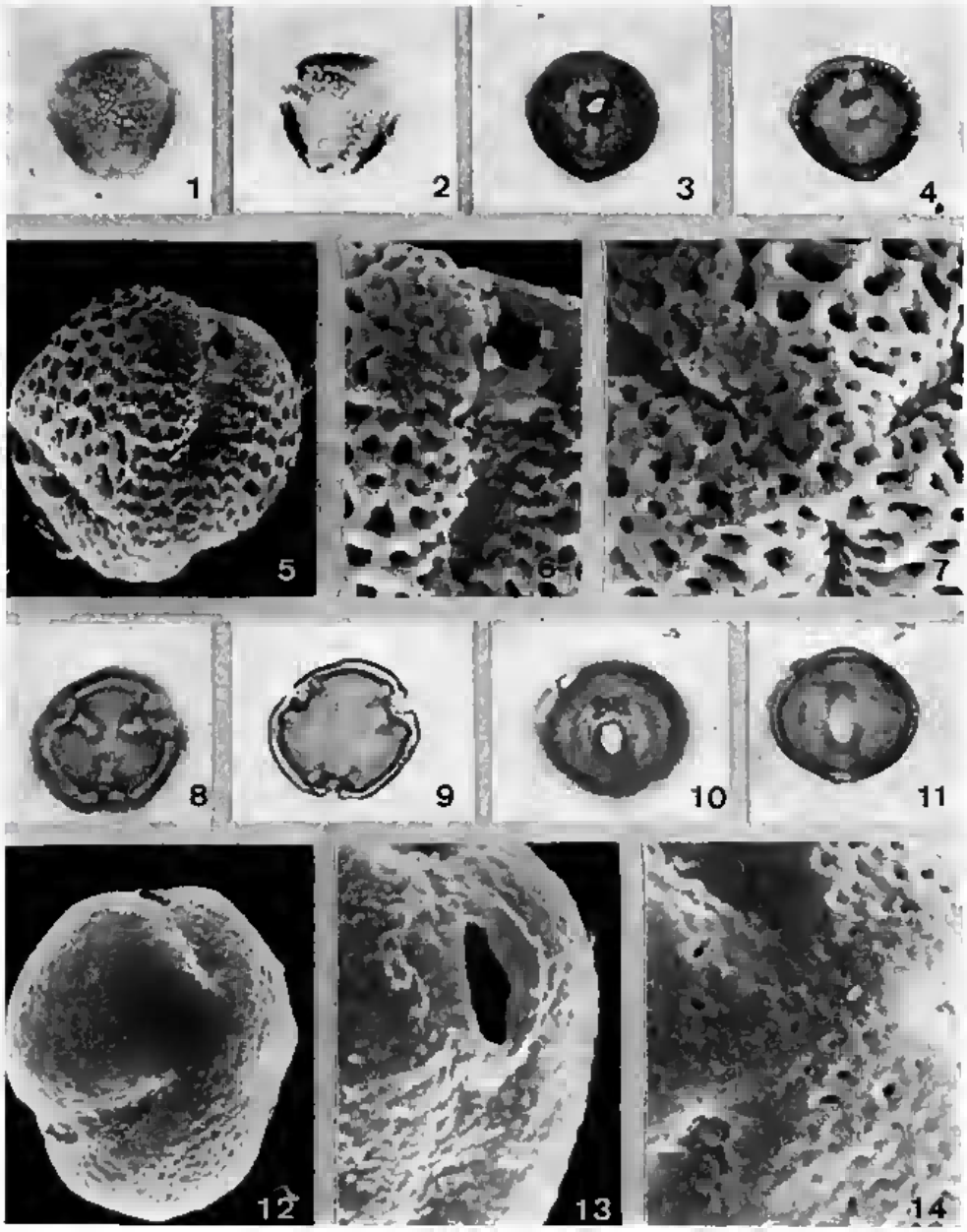
Au microscope électronique à balayage :

Surface ectexinale :

— surface réticulée : réseau à mailles irrégulières, hétérogène dans son ensemble sur toute la surface du grain. Au niveau du mésocolpium le diamètre de la lumière d'environ 2 à 3 fois supérieur à la largeur des murs. Sur les bords du sillon présence de mailles plus petites à diamètre de la lumière 4 à 5 fois inférieur à la largeur des murs;

1. Avec le concours du Laboratoire de Palynologie de l'E.P.H.E. près le Muséum et de M. Lescot.

Source : MNHN, Paris



Pl. 12. — Pollens : **Mitragyna inermis** (Willd.) G .Kuntze. — Microscopie photonique × 1 000 : **1**, vue polaire; **2**, coupe optique équatoriale; **3**, vue méridienne, aperture de face; **4**, coupe optique méridienne. — Microscopie électronique à balayage : **5**, vue polaire basculée × 2 750; **6**, aperture × 5 750; **7**, vue polaire, détail × 5 750. — **Hallea ciliata** (Aubr. et Pell.) Leroy. — Microscopie photonique × 1 000 : **8**, vue polaire; **9**, coupe optique équatoriale; **10**, vue méridienne, aperture de face; **11**, coupe optique méridienne. — Microscopie électronique à balayage : **12**, vue polaire basculée × 2 750; **13**, aperture × 5 750; **14** vue polaire, détail × 5 750. — Clichés au MEB réalisés au Laboratoire de Géologie du Muséum.

Source : MNHN, Paris

— sillon : sole et résidus de columelles;

— endosperture entourée d'un petit bourrelet, épaississement périapertural de nature endexinique au sens large (sole et endexine au sens strict).

Hallea ciliata (Aubr. & Pell.) Leroy.

Symétrie et forme : pollens isopolaires, 3-colporés, bréviaxes, elliptiques en vue méridienne, circulaires en vue polaire, subtriangulaires en coupe optique équatoriale.

Dimensions : P = 15,2 μ (15-16); E = 17,4 μ (17-18); P/E = 0,87.

Apertures :

— ectoaperture : sillon large, subobtus et s'amincissant aux extrémités, de 12 × 2 μ;

— endoaperture : subellipitique, de 2,5-3 μ de diamètre.

Exine :

— ectexine : épaisseur sensiblement constante, d'environ 0,5-0,7 μ;

— endexine : d'environ 0,5-0,7 μ, s'épaississant, avant de s'interrimpre, au niveau des apertures, de 1,2 μ, vers l'extérieur et vers l'intérieur.

Au microscope électronique à balayage :

Surface ectexinale :

— surface réticulée à perforée (à lumières souvent réduites à une perforation), subhomogène dans son ensemble.

— sillon : sole et résidus de columelles. Surface tectale ± compacte en bordure du sillon;

— endosperture entourée d'un bourrelet, épaississement périapertural de nature endexinique au sens large (sole et endexine au sens strict).

VI. CHIMIOTAXONOMIE

Les recherches biochimiques conduites depuis une dizaine d'années par SHELLARD et ses collaborateurs à l'Université de Londres sur le genre *Mitragyna sensu lato* nous apportent un faisceau de données de très grand intérêt, mais dont il semble prématuré de tirer des conclusions définitives.

Sur le plan anatomique, il a été montré (SHELLARD & P. SHADAR, 1963) que les feuilles des deux espèces de la forêt dense africaine sont pratiquement similaires, si toutefois l'on met à part la structure du limbe liée au facteur lumière, caractère qu'il y aurait lieu d'étudier sur le plan génétique.

Par contre l'anatomie florale (SHELLARD & WADE, 1967, 1969) a livré quelques faits notables. Les deux espèces de forêt dense et le *M. inermis* se différencient microscopiquement par beaucoup de petits caractères, et aussi par des caractères nettement significatifs.

— absence de cristaux d'oxalate de calcium dans le pédoncule, le réceptacle et le calice du *M. inermis*. Présence dans les deux autres espèces.

Source : MNHN, Paris

— Pas de stomates dans le calice du *M. inermis* (ils sont présents dans les deux autres espèces). Stomates nombreux dans les pétales. Bractéoles non lignifiées.

Les travaux sur les alcaloïdes des *Mitragyna* amorcés par TACKIE (1963) ont conduit à la reconnaissance de toute une série de corps. En 1969, SHELLARD & SARPONG en reconnaissaient une dizaine dans les feuilles du *M. inermis:* rotundifoline, isorotundifoline, rhynchophylline, isorhynchophylline, ciliophylline, rhynchociline, speciophylline, uncarine F (petite quantité), mitraciliatine, traces d'un deuxième alcaloïde indolique (de type *corynanthine?*), et un composé à réaction positive au Dragendorff (décelé par TACKIE, 1963). Sept des alcaloïdes présents (6 oxindoliques et un indolique) sont les mêmes que ceux trouvés dans les feuilles du *M. ciliata.* Cependant, tandis que les alcaloïdes oxindoliques ont la configuration normale [C (3)-Hα, C (20)-Hβ], l'alcaloïde indolique (mitraciliatine) a la pseudo-configuration [C (3)-Hβ, C (20)-Hβ]. Par ailleurs le composé réagissant au Dragendorff est identique à un alcaloïde décelé par SHELLARD & PHILIPSON (1964) dans les feuilles d'une espèce birmane (*M. rotundifolia* (Roxb.) G. Kuntze).

Dans une récente note (1970), SHELLARD & SARPONG ont montré contre toute attente que le spectre des alcaloïdes du *M. inermis* est très voisin de celui du *M. ciliata* et assez éloigné de celui du *M. stipulata.* Chez cette dernière espèce, la présence de mitraphylline dans les feuilles est confirmée, de même que l'absence d'alcaloïdes indoliques. Le système enzymatique contrôlant la méthylation des alcaloïdes C (9)-OH paraît y avoir été perdu.

En fait le problème est très complexe. et SHELLARD & SARPONG pensent que le type métabolique en rapport avec les alcaloïdes C (9)-OMe est très différent chez *M. inermis* et chez *M. ciliata.*

On voit par ces résultats que l'étude est en plein développement.

Il y a aujourd'hui 40 alcaloïdes isolés du *Mitragyna sensu lato*, et caractérisés (SHELLARD, 1974).

CONCLUSION

Les genres *Mitragyna* et *Hallea* forment un ensemble naturel et fort singulier, au sein des Naucléées, mais ils représentent aussi les deux branches d'une dichotomie évolutionnelle déjà bien marquée, des directions adaptatives divergentes. Le développement sympodial semble universel chez le *Mitragyna* dont certaines espèces ont acquis la protection calyptrale des bourgeons végétatifs et génératifs, et des jeunes capitules, notamment l'unique espèce africaine, *M. inermis.* Cette espèce propre à la zone soudanienne, a besoin de lumière et tolère une sécheresse considérable. Les bois connus de certaines espèces présentent des anneaux de croissance. Peut-être tous les *Mitragyna* sont-ils des arbres étrangers à la grande forêt dense humide.

Le *Hallea* compte trois espèces de la forêt ombrophile d'Afrique. Le

Source : MNHN, Paris

développement y semble généralement monopodial, les inflorescences axillaires. Les stipules y sont presque entièrement libres. Le *Hallea* n'a aucun rapport direct de parenté avec le seul représentant africain du genre *Mitragyna; M. inermis*, c'est un genre paléoendémique qui témoigne d'une présence ancienne d'espèces ancestrales par rapport aux *Mitragyninæ* actuelles.

BIBLIOGRAPHIE

AUBRÉVILLE, A. — Flore forestière de la Côte d'Ivoire, ed. 2, **3** ; 2 (1959).

AUBRÉVILLE, A. & PELLEGRIN. — Rubiacées nouvelles d'Afrique occidentale, Bull. Soc. Bot. Fr. **83** : 35-41 (1936).

BREMEKAMP, C. E. B. — Remarks on the position, the delimitation and the subdivision of the *Rubiaceæ*, Acta Botanica Neerlandica **15** : 1-33 (1966).

HALLÉ, N. — Rubiacées, *in* AUBRÉVILLE, A., Flore du Gabon **12**, Naucléées: 25-53 (1966).

HAVILAND, G. D. — A revision of the tribe *Naucleeæ*, Jour. Linn. Soc. **33** : 1-94 (1897).

MOLL, J. W. & JAUSSONIUS, H. H. — Mikrographie des Holzes, zweite lieferung, 66-72 (1920).

NORMAND, D. — Rubiacées, *in* Atlas des Bois de la Côte d'Ivoire **3**, 355-365, *tab.* 164 (1960).

PETIT, E. — Les *Naucleeæ* (*Rubiaceæ*) du Congo Belge et du Ruanda-Urundi. 2. *Mitragyna* et *Nauclea*, Bull. J. B. Brux. **28** : 3 (1958).

PITARD, J. — Rubiacées, *in* LECOMTE H., Flore Générale de l'Indochine, Naucléées **3**, 21-53 (1922).

SHELLARD, E. J. & P. SHADAN. — The *Mitragyna* species of Ghana. The anatomy of the leaves of *M. stipulosa* (DC.), G. Kuntze and *M. ciliata* Aubr. & Pell., J. Pharm. pharmacol., **15** suppl. : 278 T-291 T (1963).

SHELLARD, E. J. & A. WADE. — The morphology and anatomy of the flowers of *Mitragyna ciliata* and *M. stipulosa*, J. Pharm. pharmacol. **19** : 744-759 (1967).

SHELLARD, E. J. & M. Z. ALAM. — The quantitative determination of some *Mitragyna* oxindole alkaloids, Planta Medica **16** : 127-136, 248-255 (1968).

SHELLARD, E. J., J. D. PHILIPSON & D. GUPTA. — The *Mitragyna* species of Asia. 11, The alcaloids of the leaves of *Mitragyna parvifolia* (Roxb.) Korth. obtained from the Maharashtsa state of India. 13, The alcaloids of the leaves of *M. parvifolia* (Roxb.) Korth. obtained from India, Planta Medica **16** : 436-445 (1968).

SHELLARD, E. J. & K. SARPONG. — The alkaloids of the leaves of *Mitragyna inermis* (Willd.), G. Kuntze, J. Pharm. pharmacol. **21**, suppl. : 113-117 (1969).

SHELLARD, E. J. & A. WADE. — The morphology and anatomy of the flowers of *Mitragyna inermis* (Willd.), G. Kuntze, J. Pharm. pharmacol **21**, suppl. : 102-112 (1969).

SHELLARD, E. J. & K. SARPONG. — The alkaloidal pattern in the leaves, stem bark and root bark of *Mitragyna* species from Ghana, J. Pharm. pharmacol. **22**, suppl. : 305-395 (1970).

SHELLARD, E. J. & P. J. HOUGHTON. — The distribution of alkaloids in *Mitragyna parvifolia* (Roxb.) Korth. in young plants grown from Ceylon seed, J. Pharm. pharmacol. **23**, suppl. : 2455 (1971).

SHELLARD, E. J. — Les alcaloïdes de *Mitragyna* et plus particulièrement de *Mitragyna speciosa* Korth., Bull. Stupéfiants, **26**, 2 (1974).

WHITE, F. — Forest Flora of Northern Rhodesia, Oxford University Press (1962).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum et Laboratoire de Phytomorphologie
de l'E.P.H.E. - PARIS.

Source : MNHN, Paris